

University of Groningen

Juvenile ecology and reproductive strategies of reef corals

van Moorsel, Godefridus Wilhelmus Nicolaas Marie

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1989

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

van Moorsel, G. W. N. M. (1989). *Juvenile ecology and reproductive strategies of reef corals*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Nederlandse samenvatting

Koraalriffen vormen een belangrijk type ecosysteem. In een derde deel van de wereldzee, daar waar de gemiddelde wintertemperatuur boven de 20° C ligt, worden zij langs veel kusten gevonden. De bruto koolstofproduktie kan wedijveren met die van de produktiefste kustsystemen en met hun grote soortenrijkdom worden koraalriffen wel beschouwd als de onderwatertegenhanger van tropische regenwouden.

Iemand die voor het eerst snorkelend of duikend een koraalrif verkent, zal waarschijnlijk geïmponeerd worden door de vele kleurrijke vissen om zich heen. Maar, lettend op de vastzittende componenten van het rif, vallen vooral de steenkoralen (*Scleractinia*) op. Niet alleen nemen ze een groot deel van het oppervlak in, veelal creëren zij ook het rif reliëf met al zijn gaten en uitsteeksels. Dit 'framework' biedt plaats aan een breed scala van andere vastzittende levensvormen zoals algen, sponzen en hoornkoralen, rondkruipende dieren zoals kreeftachtigen en zeeëgels en de al genoemde vissen.

Deze dissertatie gaat over de levenswijze van steenkoralen op het rif aan de Zuid-West kust van Curaçao. In dit hoofdstuk worden eerst de aanleiding voor het onderzoek en het kader ervan behandeld, daarna wordt het eigen onderzoek samengevat. De volledige rapportage staat in de Hoofdstukken 2 t/m 6, in de vorm van drie publikaties en een tweetal aangeboden manuscripten.

Het Carmabi Koraalrif Projekt

De aanleiding voor het uitvoeren van het

hier beschreven onderzoek, kwam voort uit inzichten die ontstonden tijdens het Carmabi Koraalrif Projekt. Binnen dit project werden factoren onderzocht die de opbouw en afbraak van het rif bepalen en die verantwoordelijk zijn voor de diversiteit van de koralengemeenschap. Vanaf 1976 werd dit programma geleid door Dr. R.P.M. Bak vanuit het Caraïbisch Marien Biologisch Instituut (Carmabi) op Curaçao.

De verticale zonering van het koraalrif werd beschreven in het gebied waar ook het onderzoek voor deze dissertatie werd uitgevoerd. Dit leverde het volgende beeld op: De eerste paar meter onder water wordt gedomineerd door een tweetal 'geweikoraal' (*Acropora*) soorten. Dan volgt een vrijwel horizontaal plateau met een lage steenkoraalbedekking. Op ongeveer 10 m diepte zit er een scherpe knik in het rifprofiel en begint de koraalgemeenschap van de rifhelling, bestaande uit een mozaïek van vele soorten. Een dergelijke zonering is karakteristiek voor de riffen aan de lijzijde (Zuid-West kust) van Curaçao en Bonaire.

Een belangrijk thema van het Carmabi koraalrifprojekt betrof de studie van de eigenschappen waarmee verschillende koraalsoorten zich op het rif handhaven, omdat daarmee de diversiteit van de gemeenschap wordt bewaard. Aspecten die de aandacht kregen waren onder meer groei, regeneratie, interspecifieke concurrentie (onder andere 'agressieve' interacties tussen koralen) en de efficiëntie waarmee sediment verwijderd werd (voor referenties zie 'general introduction'). Bak en Engel bestudeerden de frekwentie van voorkomen en het lot van juveniele koralen (<4 cm doorsnede).

Uit al deze informatie ontstond voor

diverse soorten een beeld van de combinatie van ecologische eigenschappen en het belang daarvan, de zg. overlevingsstrategie. Aan de hand van hun strategie konden de volgende groepen van soorten worden onderscheiden: 1. Soorten met weinig juvenielen, maar waarvan de kolonies zich goed weten te handhaven, getuige de metershoge afmetingen die zij soms bereiken (bijvoorbeeld *Montastrea annularis*). 2. Soorten zoals sommige van het geslacht *Agaricia*, die de meerderheid uitmaken van de juvenielen op het rif, maar slecht bestand zijn tegen

verstoring, bijvoorbeeld vanwege hun beperkte regeneratievermogen. 3. Snel groeiende soorten van het geslacht *Acropora*, die op het ondiepe rif voorkomen en die van de nood een deugd maken, door het grote risico van afbreken door golven te compenseren met de eigenschap dat koloniefragmenten zich na verspreiding kunnen vasthechten en opnieuw uitgroeien.

Kennis over zulke strategieën is van belang omdat daarmee duidelijk wordt hoe soorten zijn aangepast aan een bepaalde mate van verstoring (zie intermezzo) en

Bouw en levenswijze van steenkoralen

Steenkoralen bestaan uit een dunne laag levend weefsel, van waaruit aan de onderzijde een kalkskelet wordt gevormd. Hieraan ontleent deze groep zijn naam. Het skelet bepaalt de vorm van het koraal en kan variëren van korst- of schotelvormig tot massief of vertakt. Aan het levende deel is te zien dat deze organismen tot de neteldieren (Cnidaria) behoren. De meeste koralen zijn kolonievormend, d.w.z. ze bestaan uit modules, de poliepen, met een bouw die te vergelijken is met zeeanemoontjes die aan de basis met elkaar in verbinding staan. De kolonie kan worden vergroot door deling van de poliepen. De bouw van koralen maakt processen mogelijk zoals gedeeltelijke sterfte, fusie, regeneratie uit brokstukken en 'onbeperkte' groei. Steenkoralen bezitten dus nogal wat eigenschappen, die ongebruikelijk zijn in de dierenwereld. Daar domineren immers soorten die mobiel zijn en uit afzonderlijke individuen bestaan. Het is dan ook niet verwonderlijk dat sommige onderzoeksmethoden in koraalstudies worden ontleend aan de plantenecologie.

Er is nog een belangrijke parallel met de plantenwereld: Hermatypische (=rifbouwende) koralen herbergen in hun weefsel eencelligen die over chlo-rofyll beschikken, de zg. zoöxanthellen. Deze symbiose van een dierlijke en een plantaardige component is van belang bij de vorming van het kalkskelet. Vandaar dat deze samenlevingsvorm in hoge mate verantwoordelijk is voor het bestaan van koraalriffen. Het bezit van zoöxanthellen betekent dat hermatypische koralen voor hun groei afhankelijk zijn van licht. Daarom is in helder water een goede rifgroei slechts mogelijk tot op een diepte van ongeveer 40 m. Ook de variatie in kolonievorm met de diepte, kan bij sommige soorten als aanpassing aan verschillende lichtregimes worden begrepen.

Behalve door deling, vermenigvuldigen steenkoralen zich d.m.v. ongeveer 1 mm lange peer- of tonvormige larven. Deze zg. planulae ontstaan in het algemeen door seksuele reproductie, alhoewel er de laatste jaren ook aanwijzingen zijn dat larven kunnen worden gevormd zonder tussenkomst van een be-

zich zo in hun milieu weten te handhaven.

Meestal worden levensprocessen onderzocht aan de hand van grote koralen. Bak en Engel (1979) toonden echter aan dat studie van de ecologie van kleine steenkoralen een uitstekende bijdrage kan leveren aan het inzicht in overlevingsstrategieën, onder andere door de aanwijzingen die het verschaft omtrent het belang van voortplanting en vestiging. Door aanvullend onderzoek op dit terrein zou tevens een beter begrip kunnen worden verkregen van de totstandkoming van

de structuur van het rif. Zo bestaan er belangrijke controverses t.a.v. het rekruteringsproces (de aanvulling van populaties met nieuwe individuen): Worden dichtheid en soortsaamenstelling in de juveniele koralengemeenschap bepaald door het aantal larven dat zich vestigt, of is er een overvloed aan larven en beperken hulpbronnen zoals ruimte en voedsel de overleving nadat vestiging heeft plaatsgevonden? In dit laatste geval kan er sprake zijn van sterfte, alleen afhankelijk van de dichtheid van soortgenoten, of ook van die van andere

INTERMEZZO

vruchttingsproces. De planulae kunnen een tijd in de poliepen verblijven alvorens deze te verlaten, maar er zijn er ook die het zonder broedzorg moeten stellen (uitwendige bevruchting). Na enige tijd in het zeewater te hebben doorgebracht, zoeken planulae een harde ondergrond op. Daar kan vestiging plaats vinden waarbij een metamorfose (gedaanteverwisseling) optreedt en een eerste kalkskelet wordt afgezet.

Vaak lijken allerlei koraalsoorten naast elkaar te kunnen leven, zonder dat er een de overhand krijgt. Mede aan het ontbreken van een dergelijke 'ruimtelijke monopolisering' dankt het koraalrif zijn bekendheid als soortenrijk ecosysteem. Het is niet eenvoudig voor deze diversiteit een verklaring te geven. Men zou namelijk kunnen verwachten dat onder invloed van de relatief konstante rifomstandigheden zoals licht en temperatuur, de best aangepaste soort door concurrentie de overhand zou moeten krijgen. Dat het meestal niet zover komt, kan verklaard worden door het zo nu en dan optreden van lokale verstoringen, waardoor er telkens weer ruimte wordt geschapen

voor een nieuwe opeenvolging van soorten (de 'intermediate disturbance hypothesis'). Op een rif zouden vele soorten kunnen coëxisteren omdat zij verkeren in verschillende stadia van kolonisatie en competitie. De verstoringen kunnen worden veroorzaakt door incidentele stormen. De gevolgen daarvan zullen op het ondiepe rif het grootst zijn. Op de diepere rifhelling kan verstoring bijvoorbeeld bestaan uit het bedolven worden onder sediment, of het omvallen van koraalkolonies onder invloed van hun eigen gewicht, nadat de basis van de kolonie is ondermijnd door borende en grazende organismen. De tijdschaal waarin processen zoals vestiging, concurrentie en verstoring op elkaar inwerken hangt samen met de groeisnelheid en potentiële leeftijd van koralen en kan tientallen jaren bedragen.

Enkele populair-wetenschappelijke verhandelingen, die verdere details over koraalriffen en hun bewoners verschaffen zijn Schuhmacher (1976) en Goreau et al. (1979). Voor recente ontdekkingen en inzichten wordt verwezen naar Ryan (1986).

soorten. Over de kieskeurigheid van larven in hun vestigingsmilieu en de mate van habitat-overlap van juvenielen van verschillende koraalsoorten is maar weinig bekend. Hieraan gerelateerd is de vraag naar de afkomst van jonge koralen. Vestigen zij zich vanuit een 'homogene planulasoep' of is er in hun verspreiding een patroon te bespeuren dat kan worden herleid tot de nabijheid van ouderpopulaties?

Een beurs van de Stichting voor Wetenschappelijk Onderzoek in de Tropen (WOTRO) bood de gelegenheid om, in het kader van het Carmabi Koraalrif Projekt, ecologische aspecten van jonge koralen, zoals produktie van larven, vestiging, groei en overleving, te bestuderen, met speciale aandacht voor een tweetal *Agaricia* soorten.

Het onderzoek

--larvenproduktie--

In de beginfase van het onderzoek werd getracht jonge koraaltjes te kweken uit planulalarven. Op verschillende dieptes op het rif werden *Agaricia* kolonies verzameld en in afzonderlijke aquaria in het Carmabi laboratorium geplaatst. Hoewel het eigenlijke kweken van jonge koraaltjes niet werd voortgezet, deed ik toch een ontdekking die het verdere verloop van het onderzoek sterk beïnvloedde: Bij de verzamelde kolonies, die tot op dat moment bekend stonden als verschillende groeivormen van de koraal-soort *Agaricia agaricites*, bleek één vorm, *A. agaricites* forma *humilis*, vooral op grond van de larvenproduktie, zo sterk te verschillen van de andere vormen, dat ik besloot haar af te scheiden onder de naam *Agaricia humilis*. Een groot percentage van de kolonies van deze soort produceerde het gehele jaar door kleine planulalarven, in grote aantallen per oppervlakteëenheid koraalweefsel. De andere soort, de combinatie van de overige groeivormen, die bij *A. agaricites* zijn beschreven, behield deze

naam. Zij bleek alleen in het voorjaar en in de zomer larven te produceren. Deze planulae waren weliswaar groter, maar ze werden in lagere aantallen per cm² levend koraaloppervlak en in een kleiner percentage van de kolonies geproduceerd. Een belangrijk verschil was verder dat *A. humilis* al bij een koloniediameter van 28 mm met de voortplanting begon, terwijl dit bij *A. agaricites* pas 108 mm bleek te zijn. Samenvattend betekent dit dat *A. humilis* meer energie in de larvenproduktie steekt dan *A. agaricites*.

Het onderscheid tussen deze soorten en hun reproductieve strategie wordt behandeld in hoofdstuk 2. In de discussie van dit hoofdstuk worden tevens andere groepen zeedieren behandeld die onderling verwant zijn en die vergelijkbare combinaties van voortplantingskenmerken vertonen. Evenals bij de twee koraalsoorten kunnen deze strategieën worden gerelateerd aan de voorspelbaarheid van hun milieu.

--vestiging, ruimtelijke aspecten--

Het was bekend dat de combinatie van *Agaricia humilis* en *A. agaricites* als juveniel domineerde op het rif (Bak en Engel 1979). Maar wat was de kwantitatieve betekenis van deze soorten afzonderlijk? Was dat een afspiegeling van het verschil in larvenproduktie? Omdat de dichtheid van juveniele koralen op het rif tot stand komt door een combinatie van vestiging, vroege groei en overleving, werd elk van deze factoren apart onderzocht, in het bijzonder bij de twee *Agaricia* soorten.

Om een indruk te krijgen van de vestiging van koraallarven in het rifmilieu, werd op 5, 15 en 30 m diepte een set substraten geplaatst. Elke set bestond uit een viertal 'roosters' van 1.2 x 0.6 m, met een open of dichte 'vierkante honingraat' structuur (hokjes van ~ 1 cm³). Twee roosters werden horizontaal, en twee vertikaal aan een metalen frame bevestigd. Alle roosters werden tenminste vier maal per jaar nauwkeurig

onder water geïnspekteerd.

De roosters bleken zeer geschikt te zijn om de vestiging te volgen. In de eerste twee jaar werden 1526 koraaltjes op de roosters gevonden, behorende tot 11 hermatypische en 4 niet rifbouwende soorten. De laatste groep vestigde zich voornamelijk op de donkerste substraten, te weten de onderzijde van de dichte roosters op 15 en 30 m diepte. Evenals op het rif, bleek *Agaricia* te overheersen bij de hermatypische juvenielen, maar het was *A. humilis*, die 95% van de vestiging van dit geslacht voor haar rekening nam. *A. humilis* vestigde zich in relatief grote aantallen op 5 m diepte en nam af met de diepte. *A. agaricites* werd in veel lagere aantallen en uitsluitend op 15 en 30 m gevonden. Andere hermatypische koraalsoorten bleken zich qua aantal, roosterdiepte en -oriëntatie te vestigen op een wijze vergelijkbaar met of de ene of de andere *Agaricia* soort.

Gegeven de aanwezigheid op een bepaalde diepte, bleken hermatypische soorten weinig verschillen in substraatvoorkeur te vertonen. Dit bleek zowel uit het vestigingspatroon op het nivo van hele substraten (roosters), als op het nivo van het microhabitat (hokjes). Het duidelijke verschil in diepteverspreiding tussen hermatypische soorten zou kunnen worden verklaard als iedere soort een voorkeur had om zich op een bepaalde diepte te vestigen (bijvoorbeeld o.i.v. licht). Dit valt echter te betwijfelen, gezien de geringe verschillen in voorkeur t.a.v. substraatorientatie en -type op dezelfde diepte. De mogelijkheid dat lokale vestiging (t.g.v. de nabijheid van ouderpopulaties) bijdraagt in een verschillende diepteverspreiding van de soorten, moet dan ook nadrukkelijk worden opengehouden. Het verschil tussen soorten in dichtheid van juvenielen op het rif, zo bepalend voor de structuur van het koraalrifecosysteem (Bak en Engel 1979), bleek voornamelijk het gevolg te zijn van verschillen in vestigingsfrequentie. Een opvallende uitzondering hierop betrof *Acropora* sp. Hoewel veel studies

melden dat *Acropora* in het Caraïbisch gebied zeldzaam is als juveniel, was zij na *Agaricia humilis* de belangrijkste hermatypische kolonist op de roosters. De ruimtelijke aspecten van vestiging van koralen op de roosters worden behandeld in hoofdstuk 3.

--vestiging: tijdsaspecten--

In hoofdstuk 4 komen de tijdsaspecten van vestiging op de roosters aan bod. Doordat van gevestigde kolonies de groeisnelheid bekend was (hoofdstuk 5), kon uit de grootte bij ontdekking de vestigingsdatum worden geschat.

Pas na een half jaar vestigden zich de eerste koralen op de roosters. Dat dit niet het gevolg was van een seizoenseffekt in de aanwezigheid van larven, kon worden afgeleid uit het relatief konstante vestigingspatroon in de erop volgende anderhalf jaar. Vestigingsgegevens van extra roosters, die werden geplaatst in een tegenovergesteld jaargetijde, wezen ook niet op zo'n seizoenseffekt. Mogelijk werd de vestiging aanvankelijk verhinderd door het vrijkomen van stoffen, uit het voor de roosters gebruikte materiaal (polystyreen). Daarnaast bleek de vestiging van andere organismen op de roosters van groot belang te zijn. Zo kwam de vestiging van koralen pas goed op gang, toen korstvormende kalkroodwieren (Corallinaceae) op de roosters verschenen. Nauwkeurige observatie van het eigenlijke vestigings-substraat van de koralen gaf aan dat een groot deel zich op deze algen vestigde. In Hoofdstuk 4 wordt verder ingegaan op verschillen in temporele vestigingspatronen binnen het Caraïbisch gebied en op mogelijke relaties met de voortplantingstijd.

--groei--

Indien er bij kleine koralen grote verschillen in groei zouden bestaan, dan zou dit van invloed kunnen zijn op de samenstelling van de 'juvenile' koraal-

gemeenschap. Snel groeiende soorten zouden immers maar kort klein blijven en daarom als juveniel zeldzaam kunnen zijn. Verder is het interessant om juist bij juveniele koralen de groei te vergelijken. In tegenstelling tot in het volwassen stadium, hebben namelijk bijna alle soorten aanvankelijk een 'twee-dimensionale' korst- of schotelvorm. Daarna treden er tussen de soorten dusdanige verschillen in vorm op, dat een goede vergelijking van de groei niet langer mogelijk is.

Op de kunstmatige substraten kon een groot aantal koraaltjes worden gevolgd. Het koördinatenpatroon, gevormd door de hokjes van de roosters, maakte het mogelijk hen bij inspecties terug te vinden en op te meten, zodat de groei kon worden bepaald. Vaak werd de groei beïnvloed door verstoring. Alhoewel dit op het rif zelf eveneens het geval was (hoofdstuk 6), was het nogal dubieus of de vorm van verstoring op de roosters representatief was voor de situatie op het rif. Dit had tot gevolg dat het ook onduidelijk was in hoeverre de gemiddelde groeisnelheid representatief was. Echter, omdat over een groot aantal groeibepalingen kon worden beschikt, die bovendien werden gemeten in een breed spectrum van omstandigheden, ontstond bij een achttal koraalsoorten wel een indruk van de maximale groei. Hierover wordt gerapporteerd in hoofdstuk 5.

De meeste soorten bleken nauwelijks te verschillen in hun maximale aanvangsgroei. Deze bedroeg 2,1 tot 2,4 mm in diameter per maand. Het was opmerkelijk dat *Acropora* sp. ook tot deze soorten behoorde, aangezien grote kolonies van dit geslacht bekend staan om hun groeisnelheid, die het tienvoudige kan bedragen van die van de meeste andere soorten steenkoralen. De opvallendste groei vertoonde *Madracis pharensis*, een soort die al of niet beschikt over zoöxanthellen. Met haar dunne korstvormende groeivorm levert zij nauwelijks een bijdrage aan rifgroei. Toch werd bij juvenielen een maximale diametergroei gevonden van 11,6 mm per maand, vergelijkbaar met de snelste groei ooit gemeten bij volwassen

hermatypische soorten (*Acropora*).

Over koralen heeft lang het misverstand bestaan dat zij als juveniel sneller zouden groeien dan in het volwassen stadium. Voor een deel kon dit teruggevoerd worden op de relatieve dimensies waarin groei vaak werd uitgedrukt. De resultaten over diametergroei uit deze studie, aangevuld met gegevens uit de literatuur, geven echter aan dat de groeisnelheid van jonge kolonies veel kleiner is dan vroeger werd aangenomen.

--groei en lot op het rif--

Het laatste artikel (Hoofdstuk 6) gaat in op het lot en de groei van *Agaricia humilis* en *A. agaricites* onder natuurlijke omstandigheden op het rif. Voordat ik ontdekte te maken te hebben met een tweetal soorten, werden tussen 5 en 23 m diepte 166 juveniele *Agaricia* kolonies gemarkeerd. Gedurende een jaar werden zij elk zes maal gefotografeerd. Door de zo verkregen dia's op dezelfde manier te projekteren, werd een goede indruk verkregen van de groei, alsmede van oorzaak en gevolg van verstoring van het groei-proces.

Evenals op de roosters bleek *Agaricia agaricites* nauwelijks te zijn vertegenwoordigd bij de ondiepe (<11 m) juvenielen. Dit betekende dat een vergelijking tussen *A. humilis* en *A. agaricites* alleen kon worden gemaakt voor kolonies op de rifhelling (> 11m). Binnen *A. humilis* konden wel ondiepe en diepe kolonies worden vergeleken. Omdat de grootteverdeling van de drie soort/diepte categorieën verschilde (op de rifhelling waren *A. humilis* kolonies wat groter dan op het ondiepe rif) werd onderscheid gemaakt in juvenielen kleiner of groter dan 15 mm in doorsnede. Met een frequentieanalyse werd onderzocht in hoeverre bij *A. humilis* de factoren koloniegrootte, diepte en verstoring gerelateerd waren. Voor de rifhelling werden op dezelfde manier soort, grootte en verstoring vergeleken. Verstoring werd uitgedrukt op jaarbasis in de categorieën ongestoorde groei, gestoorde groei en

mortaliteit. Bij kleine *A. humilis* juvenielen was de sterfte hoger dan bij grote. Ondiepe *A. humilis* kolonies hadden een grotere sterfte dan diepe en op het ondiepe rif ontkwam er in de loop van het jaar geen enkele aan verstoring. Het grote verschil in verstoring tussen *A. humilis* en *A. agaricites* lag vooral aan het grote aantal ongestoorde kolonies in de laatste soort.

Er was een duidelijk diepteafhankelijk verschil in type verstoring. Ondiep werd de groei vooral door filamenteuze en korstvormende kalkroodwieren verstoord. Op het diepe rif vormden bedekking door sediment en overgroeiing door kolonievormende foraminiferen, sponzen en manteldieren de meest frekwente verstoring. Het grote percentage *Agaricia agaricites* juvenielen met ongestoorde groei kon voor een deel worden verklaard uit de groeivorm: Doordat de kolonierand al snel een beetje boven het substraat uitgroeit, wordt de kans op verstoring door sediment of substraatcompetitie sterk verkleind t.o.v. *A. humilis*, die meer als een korst nauwkeurig het substraatrelief volgt. Een korstvormige groeiwijze maakt een groot aanhechtingsoppervlak mogelijk en gaat daarmee mechanische verstoringen tegen die ontstaan door begrazing en substraatverplaatsing. Zulke effecten kunnen ingrijpender uitwerken naarmate het substraat poreuzer is. Bij een groot deel van de mortaliteit van *A. humilis* op het ondiepe rif, was sprake van verzwakking van het substraat door borende algen en sponzen.

De gegevens over groeisnelheid vormen een goede ondersteuning voor de resultaten in hoofdstuk 5, over groei op de roosters. Uit de vijf afzonderlijke tijdsintervallen bleek dat de maximale groei van beide soorten niet verschilde. Maar omdat *Agaricia agaricites* zo goed bestand is tegen verstoringen was de gemiddelde groei van deze soort op jaarbasis toch hoger dan bij *A. humilis*.

--konklusie--

Het onderzoek op de roosters heeft veel gegevens opgeleverd over vestiging en groei van zo'n 15 verschillende soorten steenkoralen. In combinatie met het voortplantings- en verstoringsonderzoek werd de meeste kennis verkregen over de juveniele ecologie van het geslacht *Agaricia*. Het aanvankelijke idee, te maken te hebben met één opportunistische soort met veel juvenielen, waarvan de grote kolonies vooral op het diepere rif worden gevonden (Bak en Engel 1979), maakte plaats voor het volgende beeld: Het betreft hier een tweetal soorten, *A. humilis* en *A. agaricites*, ieder met een eigen overlevingsstrategie, aangepast aan respectievelijk het ondiepe rifplateau en de diepere rifhelling.

Agaricia humilis steekt veel energie in zijn larvenproduktie, met als gevolg dat zij van alle steenkoraalsoorten de grootste vestiging op het rif voor haar rekening neemt. Door al bij een kleine koloniegrootte te beginnen met de voortplanting via een groot aantal larven, zullen er altijd wel een paar nakomelingen zijn die zorg kunnen dragen voor de handhaving van deze soort in het onvoorspelbare ondiepe rifmilieu, ondanks het grote gevaar van fatale verstoring dat daar dreigt. Hoewel *A. humilis* zich met een opportunistische strategie goed heeft aangepast aan het ondiepe rif, heeft de eigenschap veel larven te produceren wel tot gevolg dat een flink aantal ervan terecht komt op het diepere rif.

Agaricia agaricites daarentegen vestigt zich uitsluitend op het diepere rif. Zij steekt minder energie in de larvenproduktie en er worden dan ook weinig juvenielen gevonden. In plaats daarvan wordt het aksent gelegd op handhaving van de kolonie. De schotelvormige groeiwijze kan daarbij als een aanpassing worden gezien om zich in de substraatcompetitie te handhaven, een proces dat op het diepere rif van groot belang is.

De verschillen in overlevingsstrategieën blijven overigens relatief. *Agari-*

cia agaricites neemt nu een positie in tussen *Montastrea annularis* en *A. humilis*. Deze laatste soort vertoont eigenschappen die nog opportunistischer zijn, dan oorspronkelijk door Bak en Engel (1979) beschreven voor het *Agaricia* complex. Niettemin wordt het bestaan van het type overlevingsstrategieën zoals die eerder door Bak en Engel werden geschetst door deze studie bevestigd. Het onderscheid tussen beide *Agaricia* soorten heeft dit beeld verduidelijkt.

LITERATUUR

- Goreau T.F., N.I. Goreau, T.J. Goreau 1979.
Corals and coral reefs. Scient. Am. 241 (2):
110-120
- Schuhmacher H. 1976. Korallenriffe. BLV Verlagsgesellschaft, München
- Ryan P.R. (ed.) 1986. The Great Barrier Reef: science and management. Oceanus 29 (2): 1-121

Overige referenties kunnen worden gevonden aan het einde van de engelstalige inleiding (Hoofdstuk 1)

35282
1989

94020486